DIMENSIONES: Las dimensiones de estos apéndices varían según el microorganismo, en general, la longitud de las **fimbrias** en cada célula -- varía entre 0.2 um - 20 um, pero su diámetro es constante, oscila entre 3 - 14 nm y en algunos organismos alcanza hasta 25 nm- de diámetro. El hueco axial que recorre el túbulo mide entre -- 1.5 - 4.0 nm de diámetro.

Los pili sexuales I y F son cilindros huecos que miden entre 6.0 y 13.5 nm de diámetro y 0.5 a más de 20 um de longitud; en su -- parte distal llevan un botón terminal con un diámetro de 15 a -- 80 nm; el canal interno que recorre el filamento mide de 2.5 a - 3.0 nm de diámetro.

Las **fibrillas** que aparecen en Streptococcus sanguis poseen dos - longitudes, las más cortas miden 70 nm de longitud y las más largas miden por lo menos 200 nm de largo.

COMPOSICION QUIMICA: Los tres tipos de apéndices filamentos rectos referi-- dos están constituídos quimicamente de **proteina**, designada **fim-- brilina** para la proteina estructural de las fimbrias y **pilina** a- la proteina de los pili y fibrillas.

TABLA 1. Composición de aminoacidos de varias proteinas estructurales de fimbrias, pili y fibrillas.

AMINOACIDO	NUMERO DE RESIDUOS POR SUBUNIDAD		
	Fibrillas de Actinomyces viscosus	Pili F de E. coli	Fimbria K99 de E. coli
ACIDICOS			
Acido Aspártico	23	8	25
Acido Glutámico	23	4	7
Básicos			
Lisina	15	9	9
Arginina	8	0	4
Histidina	4	0	3
Ornitina	3	0	0
Hidroxilisina	0	0	3
Polares sin carga			
Treonina	21	7	20
Glicina	24	13	15
Serina	15	11	12
Tirosina	5	2	0
Cisteína	1	0	2
No Polares			
Alanina	22	14	46
Leucina	13	9	7
Valina	16	20	14
Isoleucina	9	4	13
Fenilalanina	6	6	0
Metionina	2	8	3
Prolina	17	0	3
Total de residuos	227	118	189

Las fimbrilinas muestran pesos moleculares entre 17,000-30,000 - daltones, para las pilinas se han reportado valores entre 10,000 y 20,000 daltones, en tanto que las subunidades glicoproteicas - componentes de las fibrillas han exhibido pesos moleculares de - 300,000 daltones.

El análisis de aminoácidos ha revelado que estas proteinas es--- tructurales suelen contener una alta proporción de **aminoacidos - hidrofóbicos** como la alanina, leucina, valina, isoleucina, fenil alanina, metionina y prolina; los cuales llegan a representar - entre el 34% - 52% del total de residuos como se puede apreciar en la Tabla 1. La pilina del pili F de Escherichia coli es una- glicoproteina fosforilada.

ESTRUCTURA: En general, las fimbrias y pili son varillas rectas y rígidas -- constituidas por aproximadamente 100 subunidades de proteina - idénticas arregladas conforme un patrón helicoidal formando un - cilindro con un agujero central a lo largo del filamento; cada- vuelta de la helice está formada en promedio por 3.3 subunidades pero se ha indicado que en Pseudomonas aeruginosa aparecen 5 sub nidades por vuelta. En la Fig. 1 se muestra el arreglo de los - protómeros en las fimbrias, este patrón es análogo en los pili- sexuales. La figura 2 nos presenta una microfotografía de un - pili sexual F.

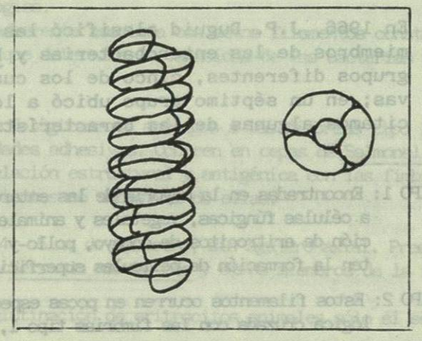

Fig. 1. Vista lateral y transversal de una fimbria de Escherichia coli.

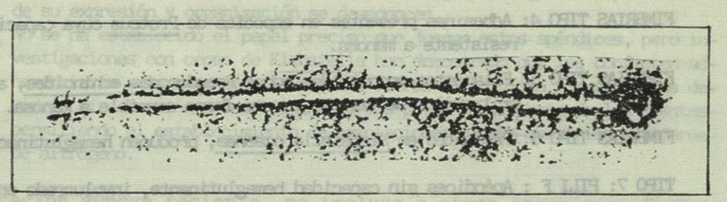

Fig. 2. Microfotografía electrónica de un pili F de E. coli K12 mostrando el botón terminal.

Las interacciones entre las subunidades son no covalentes, predominantemente de carácter hidrofóbico las cuales previenen su desagregación con dodecilsulfato de sodio o urea pero no con ácido-caliente o guanidina saturada; cuando se emplea este último método, las subunidades pueden reensamblarse en presencia de Mg^{2+}.

Las fimbrias y los pili no son estructuras esenciales para las células que las poseen, pues su remoción no ocasiona pérdida de la viabilidad. Después de su desprendimiento, los pili sexuales son regenerados alcanzando su longitud completa en 4 - 5 minutos, en cambio las fimbrias crecen más lentamente y ocupan casi todo el tiempo de generación.

Las fimbrias son más numérosas que los pili, y aparecen de 100 a 300 filamentos por célula, en cambio ocurren de 2 a 4 pili sexuales.

CLASIFICACION: Debido a las diferencias mostradas en cuanto a morfologia, longitud, diámetro, función y propiedades adhesivas de estos filamentos entre las bacterias, se han propuesto varias clasificaciones.

En 1966, J.P. Duguid clasificó las fimbrias que aparecen sobre miembros de las enterobacterias y Pseudomonas echinoides en seis grupos diferentes, cinco de los cuales poseen propiedades adhesivas; en un séptimo grupo ubicó a los pili sexuales. Enseguida citamos algunas de las características presentadas por cada tipo

FIMBRIAS TIPO 1: Encontradas en la mayoria de las enterobacterias, adhieren a las bacterias a células fúngicas, vegetales y animales incluyendo eritrocitos. La aglutinación de eritrocitos de cobayo, pollo y caballo es sensible a manosa. Permiten la formación de películas superficiales en caldos de cultivo.

FIMBRIAS TIPO 2: Estos filamentos ocurren en pocas especies de Salmonella, dan reacción serológica cruzada con las fimbrias tipo 1, pero no poseen propiedades adhesivas

FIMBRIAS TIPO 3: Aparecen en Klebsiella aerogenes, muestran hemaglutinación resistente a manosa.

FIMBRIAS TIPO 4: Adhesinas presentes en especies de Proteus cuya capacidad hemaglutinante es resistente a manosa.

FIMBRIAS TIPO 5: Filamentos encontrados sobre Pseudomonas echinoides, aglutinan fuertemente eritrocitos de carnero en una forma sensible a manosa.

FIMBRIAS TIPO 6: Presentes en Klebsiella ozaenae, producen hemaglutinación sensible a manosa

TIPO 7: PILI F : Apéndices sin capacidad hemaglutinante, involucrado en la conjugación bacteriana.

En 1987 Steven Clegg y Gerald F. Gerlach propusieron una nueva clasificación de las fimbrias presentes en los miembros de la familia Enterobacteriaceae con excepción de E. coli, consideran tres tipos de fimbrias cuyas características principales proporcionamos enseguida

FIMBRIAS TIPO 1: Ocurren en muchas especies diferentes de enterobacterias y causan hemaglutinación sensible a manosa de eritrocitos de pollo y cobayo. Varias de ellas muestran una estrecha relación serológica como ocurre con las fimbrias de especies de Escherichia, Klebsiella y Shigella de manera que se incluyen dentro de un grupo serológico. Salmonella y Citrobacter integran un segundo grupo. Las fimbrias de Enterobacter, Edwarsiella, Hafnia, Serratia y Providencia constituyen cada una un grupo distinto.
Las subunidades proteinicas exhiben pesos moleculares que oscilan entre 17,000 y 21,000 daltones.
Se ha reconocido que las fimbrias tipo 1 confieren a las células una hidrofobicidad superficial relativamente alta así como propiedades adhesivas.
Al parecer en E. coli y Klebsiella pneumoniae las fimbrias están constituidas por dos tipos de subunidades, una es la unidad estructural y otra es responsable de las propiedades adhesivas, posiblemente este componente sea idéntico en todas las bacterias.
El análisis genético ha demostrado una gran heterogeneidad en los genes que codifican para las fimbrias tipo 1 incluso entre los miembros de un subtipo serológico.
La propiedad adherente asociada con estos filamentos constituye un factor de virulencia que determina la capacidad de las bacterias para causar infecciones.

FIMBRIAS TIPO 2: Filamentos morfológicamente análogos a las fimbrias tipo 1 pero que carecen de propiedades adhesivas. Ocurren en cepas de Salmonella.
Debido a su relación estructural y antigénica con las fimbrias tipo 1, se consideran variantes no adhesivas de ellas.

FIMBRIAS TIPO 3: Apéndices de 4 - 5 nm de diámetro, sin agujero axial. Presentes en cepas de Klebsiella, Serratia marcescens y otros miembros de la familia Enterobacteriaceae.
Permiten la aglutinación de eritrocitos animales sólo si son tratados con ácido tánico.
En especies de Klebsiella la subunidad fimbrial exhibe pesos moleculares en el rango de 19,500 - 23,000 daltones. El grupo de genes responsables de su expresión y organización se desconocen.
No se ha establecido el papel preciso que juegan estos apéndices, pero investigaciones con cepas de Klebsiella han demostrado que les confieren adherencia no solo a hongos, levaduras, fibras de celulosa y superficies de vidrio sino también a las células de los pelos radiculares de las plantas permitiendo el establecimiento de asociaciones planta-bacterias fijadoras de nitrógeno.

Esta clasificación aunque reciente, no incluye a otros organismos fimbriados por lo que en la actualidad se preserva la clasificación propuesta en 1975 por J.C.G. Ottow que considera seis grupos de apéndices cuyas propiedades anotamos enseguida.

GRUPO 1: FIMBRIAS COMO ORGANELOS ADHESIVOS. Existen entre 100 y 300 por organismo dispuestas peritricamente, no están implicados en la conjugación. Son determinados por el genóforo. En base a su morfología, capacidad hemaglutinante, sensibilidad a manosa y otras peculiaridades adhesivas se separan en cuatro subtipos:

SUBTIPO 1: Arregladas peritricamente, de 7 nm de ancho, son responsbles de las propiedades adhesivas en general y de la capacidad hemaglutinante en particular. Permiten que las enterobacterias se adhieran a células de hongos, plantas y animales incluyendo eritrocitos. Aglutinan fuertemente eritrocitos de cobayo, aves de corral y caballo en una forma sensible a D-Manosa y metil-alfa-D-manósidos, este carácter ha servido para denominarlas **adhesinas sensibles a manosa (MS)**. Adicionalmente estas fimbrias proporcionan un efecto estabilizante a las parejas de células en conjugación, pero no actúan directamente en la transferencia de DNA.

SUBTIPO 2: Aparecen sobre pocas especies de Salmonella pero se piensa que sean mutantes del subtipo 1 ya que se diferencian de ellas porque carecen de propiedades adhesivas y hemaglutinantes.

SUBTIPO 3: Fimbrias específicas de Klebsiella y Serratia marcescens. Más delgadas (4.8 nm) y más numerosas que las del subtipo 1. Aglutinan fuertemente células vegetales, fúngicas y superficies de vidrio y fibras de celulosa en una manera sensible a manosa, pero son incapaces de hemaglutinar eritrocitos y células de tejidos animales.

SUBTIPO 4: Fimbrias extremadamente delgadas (~4 nm) dispuestas peritricamente sobre especies de Proteus a quienes les provee de propiedades adhesivas y hemaglutinantes resistentes a manosa (MR).

GRUPO 2: PILI SEXUALES: Determinados por factores sexuales u otros episomas (factores colicinogénicos, factores que transfieren resistencia, RTF). Su presencia determina la aparición del antígeno F. Actuan como puentes especificos durante la conjugación bacteriana y/o pueden funcionar como receptores específicos para androfagos.
Son escasos, 1 - 10 por organismo, son mas largos y anchos que las fimbrias, y poseen un agujero axial, algunas veces llevan botones terminales
Los filamentos presentes en Caulobacter, los filamentos K88, K99, CFA/I y CFA/II de E. coli y el filamento PF de Pseudomonas aeruginosa constituyen un grupo con funciones similares a las de los pili sexuales , pues los apéndices de Caulobacter y Pseudomonas aeruginosa actuan como receptores de fagos con RNA en tanto que los de E. coli son determinados por un episoma transmisible.

GRUPO 3: Tubulos huecos y gruesos presentes en Agrobacterium miden 40-60 nm de diámetro y hasta 3 um de longitud dispuestos en forma de embudo a la superficie celular. Su naturaleza y función se desconocen.

GRUPO 4: Fimbrias flexibles en forma de rodillo e insertadas polarmente. Han sido observadas en miembros de los géneros Pseudomonas, Acinetobacter, Alteromonas, Bacteroides Eikenella, Moraxella, Neisseria y Vibrio. Estos apéndices retráctiles están involucrados en un tipo de movimiento primitivo llamado movilidad contráctil pero no tienes propiedades adhesivas ni participan en conjugación. Aparentemente son apéndices huecos.

GRUPO 5: Apéndices contráctiles, arreglados peritricamente sobre la superficie de organismos habitantes del suelo y "formadores de estrellas" tales como Pseudomonas rhodos, Pseudomonas echinoides, Agrobacterium sp y Rhizobium lupini.
Estos apéndices empujan a las bacterias a juntarse formando agrupamientos en forma de estrella, permitiendo que las células competentes conjugen, pero no participan como puentes para la transferencia de material genético sino que permiten el reconocimiento, contacto y unión irreversible de las celulas conjugantes.

GRUPO 6: Filamentos en forma de mechón que ocurren en organismos grampositivos como Corynebacterium renales, Actinomyces naeslundii, Actinomyces viscosus y Streptococcus spp Cada mechón contiene varios filamentos de 2.5 - 3 nm de diámetro. El número de mechones que aparecen por célula varía según la cepa. Aunque constituyen antígenos somáticos no ocasionan hemaglutinación ni permiten la formación de películas.

GENETICA: Paul E. Orndorff y Stanley Falkow han localizado y caracterizado varios genes involucrados en la expresión de fimbrias (pili tipo 1) en Escherichia coli. El gene **pil A** (fim A) localizado en el minuto 98 del cromosoma, es el gene estructural que codifica para la síntesis de la pilina tipo 1 (fimbrilina). Los genes **pil B** y **pil C**, por lo menos, codifican para polipéptidos involucrados en el ensamblamiento de la pilina. Un cuarto gene, el **hyp**, determina la síntesis de un polipéptido involucrado en la represión de la transcripción de **pil A** y el gene **pil D** codifica para un polipéptido serológicamente relacionado con la pilina pero de función desconocida.Adicionalmente se han localizado los genes **pil E, pil F,** y **pil G** cuyos productos génicos no han sido caracterizados. El gene **pil G** está ubicado en un sitio diferente del genóforo.
La disposición de los siete genes que forman un grupo de ligamiento se muestra en la Figura 3.

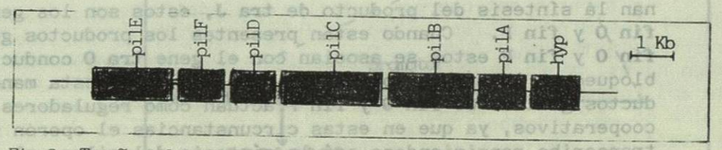

Fig.3. Tamaño relativo y arreglo de los genes de la región **pil**

El pilus sexual F es codificado por un plásmido de 100 kilobases, el factor F, el cual contiene una región de 33 kilobases responsable de su propia transferencia; los genes requeridos para la síntesis, ensamblamiento y regulación del pili F están agrupados como un operón llamado "Operon de Transferencia" u **Operon tra**, el cual codifica también para los productos génicos requeridos en el metabolismo del DNA durante la transferencia. Este operón constituido por 12 genes estructurales, se ilustra en la Figura 4

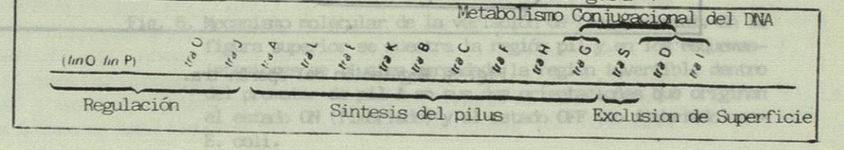

Fig.4. El operón **tra** presente en el Factor F o plásmidos tipo F.